第35卷 第4期　　昆 虫 学 报　　Vol. 35, No. 4
1992 年 11 月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　Nov., 1992

黑蝉发声膜的超微结构及其声学功能*

刘利军　　蒋锦昌

（中国科学院生物物理研究所，北京　100080）

摘要　黑蝉 *Cryptotympana atrata* Fabricius 的发声膜依次由上表面、蜡层、横向几丁质纤维层(H-CFL)、纵-横向和纵向纤丝层（V-HFL 和 VFL)、真皮层、类脂质层、腊层和下表面组成，具有适合于发声功能的结构特性，而明显区别于其他昆虫的一般角质板。上表面为直径约 0.2—0.4μm 的纤维网状结构，具有保护功能；但其边缘为直径约 2.7μm 的拱形纤维束和高约 4μm 的棘状突起的组合结构，具有加固和弹性阻尼功能。下表面是由直径约 8μm 的纤维束骨架伸延和交织成直径约 0.7—1.0μm 的纤维网状结构，具有支撑和保护功能。H-CFL 通常为 28 层，而肋间膜逐渐变薄，凹端约为 6 层，形成适合于长肋阻尼振动的刚-柔结构。长肋加厚段由 H-CFL 的片层伸延、加密和增厚而成的几丁质体，其腹端形成适合于阻尼振动的弧形"关节"状结构。每条长肋上方的短肋是由两侧肋间膜的 H-CFL、V-HFL 和 VFL 伸延和交织而成的加厚几丁质体，具有阻尼功能的质量块。

关键词　黑蝉　发声膜　超微结构　声学功能

常见的直翅目鸣虫，如蟋蟀、螽斯、蝗虫和蝼蛄等都是以摩擦方式发声。同翅目的蝉类则以膜振动方式发声，并配备一整套调音扩音结构。其发声原理对鸣虫发声学的研究和电声器件的仿生研究都具有重要意义。

Kato (1932) 曾对蝉类的发声器作了一般解剖学的描述。陈去恶 (1958) 曾对黑蝉 *Cryptotymrana atrata* 发声器和听器的结构进行了一般解剖学研究。近年来，蒋锦昌等(1987、1988、1989、1990a、b) 对蝉类发声膜的结构与鸣声的关系，及黑蝉发声膜的结构、力学特性和动力学特性等进行了系统的研究。这些研究表明，蝉类的发声膜是一种高强度的弹性膜，具有一般人造纤维膜难以比拟的发声特性。因此，进一步揭示发声膜及其肋的超微结构，对进一步阐明蝉类发声的原初机制和电声器件生物原型的研究都有重要意义。

有关昆虫和其它动物的角质化表皮超微结构的观察虽有所报道(Neville, 1970; Filshie, 1982; 王荫长等, 1990; 张守信等, 1990)。但是，蝉类发声膜超微结构的研究尚未见有报道。本文应用扫描电镜和透射电镜的方法，观察了黑蝉发声膜的超微结构。结果表明，其发声膜具有与发声功能相适应的结构特征，而明显区别于其它昆虫的一般角质板。

材料与方法

实验用黑蝉采于北京，都能正常鸣叫。

一般形态学观察：取下发声膜，用 4% 福尔马林固定，石蜡包埋、切片，苏木精伊红复

本文于 1991 年 2 月收到。

* 国家自然科学基金资助项目。

本工作得到本所冯文慧同志的指导，并得到本所电镜室薛吉华同志的帮助；透射电镜样品的制备得到河北医学院电镜室应国华、李淑荣等同志的支持，一并致谢。

染，在光学显微镜下观察。

扫描电镜观察：标本先用 1% 锇酸固定，在 DMSO（二甲基亚砜）中冷冻割断，临界点干燥，离子镀膜，S-450 型扫描电镜观察。

透射电镜观察：标本用戊二醛与锇酸双固定，环氧树脂 Epon 812 包埋，醋酸铀与柠檬酸铅双染，超薄切片厚度为 500 Å，H-500 型透射电镜观察。

结　　果

一、发声膜的一般结构

黑蝉的发声膜（SM = sounding membrane）为近似扇形的复杂曲面弹性膜（见图 1）。

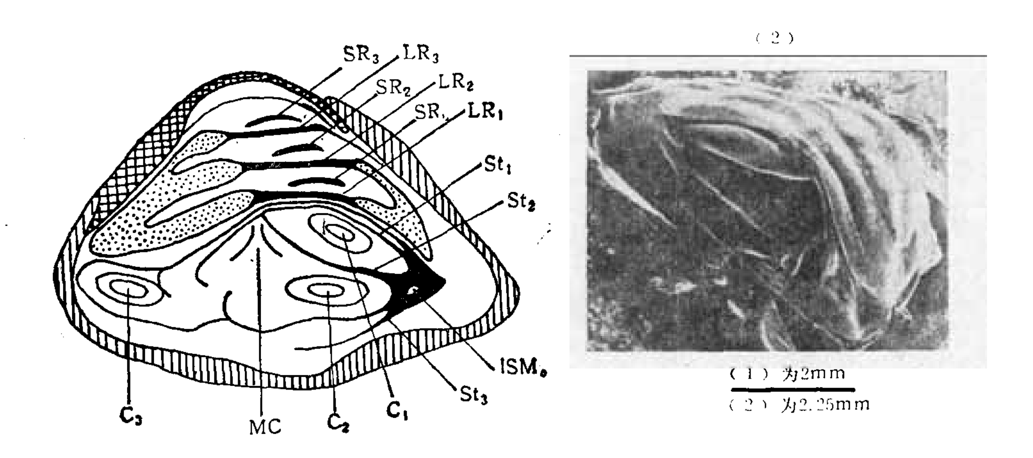


图 1　SM 的一般结构

(1) 模式图(蒋锦昌，1988)　(2) 电镜照片

$LR_{1,2,3}$ 为长肋　$SR_{1,2,3}$ 为短肋　$C_{1,2,3}$ 为凸起　$St_{1,2,3}$ 为筋　MC 为中央凹　ISMc 为发声肌

图 1(1) 中，SM 的上半部为三条近似平行的凸起长肋（$LR_{1,2,3}$）。中央段窄而加厚，质硬，长分别约 1.7，1.5 和 1.3mm，横断面近似椭圆状，宽和厚分别约 0.1 和 0.03mm；其腹部加宽呈刚性的薄壳状并接结构；LR_1 和 $LR_{1,2,3}$ 的背侧分别平嵌在膜内和平嵌在并接的加宽而略为隆起的膜内。$LR_{1,2,3}$ 上方的肋间膜上各有一条质硬的加厚窄形短肋（$SR_{1,2,3}$），长约 0.8—0.9mm，宽和厚分别约 0.1 和 0.02mm。肋间膜呈 V 形下凹状，薄而质软，厚约小于 0.01mm。SM 的下半部有三个具有一定刚性的薄壳状凸起（$C_{1,2,3}$），其中央下凹为中央凹(MC)，膜厚均匀，约 0.01mm。C_1 和 C_2 的两侧缘和交界为加厚质硬的筋($St_{1,2,3}$)，并交汇于背侧端，为与 SMc 的连接点（ISMc）。实体的电镜照片(图 1(2)) 中，可清楚地看到拱起状的 $LR_{1,2,3}$ 和下凹的肋间膜，及其 $C_{1,2,3}$ 和 MC。

一般的石蜡包埋切片，经苏木精伊红染色后，可观察到 SM 的肋间膜呈红色，厚约 3μm；肋基本不着色，为黑棕色较厚的结构。

二、SM 的超微结构

1. SM 的表面结构（图版 I）

SM 的上表面是由直径约 0.2—0.4μm 的纤维束嵴交织成的菱形网状结构，网孔的宽和长分别约 3 和 8μm(图版 I:1)。网孔底部有多个大小不等的嵴状突起，高和宽分别约 0.3—0.7 和 0.2—0.4μm(图版 I:2)。

SM 的下表面是由膜的左右角发出的直径约 8 μm 的粗大纤维束的骨架状结构所组成，并延伸和交叉分枝，包络整个膜面（图版 I:3)。在膜面上呈多边形网状结构，网孔的长和宽分别约 15μm 和 7μm。构成网孔的纤维束嵴粗约 0.7—1.0μm。网孔底部也有许多短小的嵴，有的与纤维束嵴相接。长和宽分别约 0.3—0.9μm 和 0.1—0.2μm(图版 I:4)。

SM 上表面的边缘有许多高约 4μm 的棘状突起，其上方为近似平行排列的拱形状粗大纤维束，粗约 2.7μm(图版 I:5)。

由此可见，SM 的上、下表面各有一层纤维网状结构。但上表面的网状结构密致，其纤维束嵴细，主要是具保护功能；而下表面的网状结构较疏，纤维束嵴粗，并有粗大纤维束骨架结构，具有保护和支撑功能。上表面边缘的特殊结构，显然适应于 SM 的发声振动。

2. SM 的膜和肋结构(图版 II)

图版 II:1 表明，SM 除上表面和下表面之外，由 dw 至 uw 还含有 7 层。上、下蜡层（a）分别厚约 0.3μm，其电子密度很高。上蜡层与上表面网状结构已脱落。下蜡层外侧残留的黑色棘状突起可能为表面网状结构的纤维束嵴的断面。b 为电子透明的较厚的类脂质层，厚约 0.7μm。c 为厚约 0.7μm 的真皮层。d 为厚约 0.7μm 的新生纵向纤丝层。e 为厚约 2.1μm 的纵-横纤丝层。f 为横向几丁质纤维层（H CFL)，厚约 2.6μm。左上角上、下蜡层(a—a)之间的总厚度约 7.4μm，其 H-CFL 并向右侧加厚。可见，与一般观察到的膜厚约 10μm 基本相一致。

图版 II:2 为图版 II:1 中 H-CFL 层加厚段的局部放大。可清楚地看到 H-CFL 由明暗相间的28个横向纤维片层组成。并由上至下逐步加宽，呈双层结构，厚约 3.7μm，即比图版 II:1 中左上角 a — a 方向处增厚约 1.1μm。同时，在片层中夹杂着电子致密的扭曲状孔道结构(细黑线状)，外形类似图版 II:9 中的空心孔道结构。

由于长肋中央加厚段的质地硬，故难以进行一般切片。由冰冻断裂得到的图版 II:3 为长肋加厚段与腹侧端膜联接区的断裂面。可清楚地看到，腹侧 H-CFL 的 28 个片层向长肋加厚段伸展并扭曲，在加厚段腹侧端形成明显的弧形“关节”状结构(图版 II:3 中，两个箭头之间所对的区域)。伸入加厚段的纤维片层加密和增厚，约 4μm 厚时，致密层成电子密度很高的几丁质体；并有 5—6 个纤维片层连续伸展，覆盖在加厚段的上面。同时，加厚段的上蜡层（a）崩裂而脱落。这表明，加厚段的质地硬于蜡层，使之冰冻断裂时，上蜡层先崩裂而脱落，然后加厚段进一步断裂。

图版 II:4 为图版 II:3 中长肋侧端膜向肋间方向的倾斜延长。膜厚和 H-CFL 的片层都逐步变薄和减少。右上角至左下角其厚度约由 7.3μm 降至 2.5μm，接近石蜡切片观察到的肋间膜厚度。同时，H-CFL 的片层明显减少为约 6 层，而且上、下蜡层消失，主要是由 H-CFL 片层构成的薄膜结构。这与直接观察到的肋间膜软质特性基本相一致。

图版 II:5 表明，长肋加厚段的 H-CFL 中的纤维片层致密，为数层厚的几丁质层结构。这与切割时逐层崩裂现象相一致。同时，局部放大后可清楚地看到纵-横向纤丝层的结构；其下部呈同一方向纤丝排列的多个纤丝片层(图版 II:6)。

图版 II:7 进一步表明，H-CFL 中的每个片层是由纤丝合成的有规则排列的花纹状结构。

图版 II:8 表明，短肋的纵向纤丝层（d）厚约 4μm，弧状纤丝层（cf）厚约 3.7μm，横向几丁质纤维层（f）约 5μm。与膜结构（图版 II:1）相比较，纵向纤丝层中的纤丝加密，挤压成束状；弧形纤丝层中的纤丝也明显加密，挤压成束状；横向几丁质纤维层中排列的片层结构不规则，相互有交错。由这些结构特征来看，镶嵌在肋间膜上的短肋似乎是由两侧膜的纵向纤丝层、纵-横纤丝层和 H-CFL 相互插入、交叉、镶嵌和挤压而成的加厚硬质结构。其弧状纤丝层也可能是由平行纤丝层按一定角度旋转堆积而成的（Neville, 1970; Filshie, 1982; 王荫长等，1990）。

由此可见，长肋加厚段主要是由膜的 H-CFL 的片层直接伸展致密加厚而成的，近似横向纤丝高度密集的均匀实体结构。明显区别于短肋的非均匀实体结构。这在声学上具有重要的功能意义。

图版 II:9 显示了纤丝层中的孔道结构。其孔道周边为电子致密的微纤丝组成，孔内为电子透明的填充物。这种孔道结构的功能也许类似于昆虫表皮中的孔道，维持各层结构之间的联系，是代谢物质的运输通道（Filshie, 1982）。而在上层成纤维片层中的孔道结构近似实心(图版 II:2)，这可能与孔道向上逐渐变窄有关。

图版 II:10 表明，真皮层细胞呈扁椭圆状，长轴约 0.68um。内含脂肪滴（L）、众多的内含物小泡（i）和粗面内质网（rER），及其丰富的线粒体（m）。周边围绕着许多新生纤丝(nf)。可见，真皮层内的这种细胞具有产生纤丝的功能。

分　　析

SM 是有机活体结构的多层纤维膜，使之具有很好的弹性和韧性，可产生毫米量级的弹性形变(蒋锦昌，1988)。这明显优越于一般无机材料的纤维膜。事实上，SM 的干燥标本呈脆性的膜结构，而失去弹性振动功能。由此可见，蝉类 SM 的高效率的发声功能与其有机的活体结构密切有关。

SM 上下表面纤维束网状结构显然具有保护功能，使 SM 强烈振动发声时，蜡层不至于破裂。同时，下表面的粗大纤维束骨架具有一定的支撑功能。上下蜡层不仅可增加 SM 的刚性，而且具有防水功能。事实上，蝉类 SM 的鼓室不仅都是腹向开口的，而且有的鼓盖上方不密封，SM 局部裸露（Kato, 1932）。可见，在阴雨天和湿度很大的情况下，如没有蜡层防水，是难以正常鸣叫的。

SM 与角质框衔接的边缘区表面的纤维束，分别比上、下表面网状结构的纤维束粗 6.8—13.5 倍和 2.7—3.9 倍，且为近似平行排列的拱状结构。这不仅具有加固功能，而且类似于一般扬声器纸锥领环或橡皮压环，为弹性阻尼的力顺元件，并与系统的共振频率有关(马大猷等，1983)。可见，不同蝉类鸣声主频率的差异，不仅与肋结构有关（蒋锦昌，1990a、b)，而且可能与 SM 的边缘结构有关。

蝉类发声的原初过程(蒋锦昌等，1990a、1991)表明，发声肌收缩运动驱动 SM 振动，并激起长肋振动产生每个音节单元中的脉冲列，而且鸣声的主频率主要与长肋加厚段振动有关。可见，长肋加厚段腹端与膜的 H-CFL 衔接呈弧形“关节”状结构，使之质量较大

的长肋加厚段的腹端类似弹性“关节”，而有助于产生阻尼振动。同时，V型肋间膜为 H-CFL 的片层逐渐减小而变薄的软弹性结构，使长肋加厚段振动时受到两侧肋间膜的阻尼很小。

长肋加厚段上方镶嵌在肋间膜内的加厚短肋中，在声学上类似于具有阻尼功能的质量块，来改善长肋加厚段的振动特性，使鸣声的频率特性保持相对稳定。事实上，不同蝉类 SM 的短肋有明显的差异。黑蝉 SM 的 $LR_{1,2,3}$ 中央加厚段的结构都基本相同，而且 $SR_{1,2,3}$ 的结构也都基本相同(见图 I)，其鸣声音节单元中由三条长肋振动产生的三个脉冲列的结构和频率特性都基本相同，即为单音色鸣声(蒋锦昌，1988)。变音调鸣声的鸣鸣蝉 *O. maculaticollis* Motsch 的 SM，LR_1 细长且上方没有短肋，LR_2 上方的短肋粗大而不规则，LR_3 上方的短肋粗大而规则。其变音节中的基本音、第 1 和第 2 陪音分别由 LR_2、LR_3 和 LR_1 振动所产生(蒋锦昌，1990b、1991)。

同时，从长肋加厚段纵切面的透射电镜结构(图版 II：5、6)看，纵-横纤丝层的下部是由同一方向的纤丝排列而成的多个明暗相间的片层结构，暗层是由平行的纤丝断面组成，亮层处无纤丝。而没有观察到 Drach 等 (Neville, 1970; Filshie, 1982) 和王荫长等(1990)所看到的：亮层是由弧形纤丝所组成的构造。这也许是由于昆虫表皮功能不同，而至使纤丝的排列形式产生出不同类型。

由此可见，黑蝉的 SM 是复杂的振动系统，其各部分的超微结构及其耦合方式都有效地适应于相应的发声功能。但是鸣声不同的蝉类，其 SM 的超微结构和耦合方式存在与发声功能相联系的差异性。因此，进一步比较不同蝉类 SM 的超微结构，不仅对阐明不同蝉类的发声机制将有重要意义，而且有助于电声器件的发展。

参 考 文 献

王荫长等 1990 两种地老虎幼虫表皮结构的研究。昆虫学报 **33**(3)：309-12。

马大猷著 1983 声学手册。科学出版社。

张守信等 1990 金鱼、八目鳗和蟾蜍蝌蚪表皮 Malpighian 细胞超微结构的比较研究。动物学报 **36**(2)：110-3。

陈去恶 1958 蚱蝉听器和发声器的研究。昆虫学报 8(4)：361-8。

蒋锦昌等 1987 黑蚱蝉发声装置的结构和功能。声学学报 **12**(1)：38-46。

蒋锦昌 1988 黑蝉发声膜的力学特性和发声机制。中国科学 B 辑 **9**：927-38。

蒋锦昌等 1989 黑蝉主发声器的动力学特性。中国科学 B 辑 **5**：492-502。

蒋锦昌等 1990a 黑蝉发声声学的研究。声学学报 **15**(4)：304-11。

蒋锦昌等 1990b 鸣鸣蝉鸣声的变频特性及其动力学过程。中国科学 B 辑 **9**：933-41。

蒋锦昌等 1991 鸣鸣蝉变音调鸣声产生的原初机制。声学学报(英文版) **10**(3)：274-282。

加藤正世 (Kato, M) 1932 蝉の研究。三省堂发行。

Filshie, B. K. 1982 Fine structure of the cuticle of insects and other arthropods. in:Insect Ultrastructure. Edited by Robert C. King and Hiromu Akai, Plenum Press. 1; 281—311, 2: 303—311.

Neville, A. C. (Ed) 1970 Insect ultrastructure. *Symp. R. Ent. Soc.* pp. 17—39. 165—186.

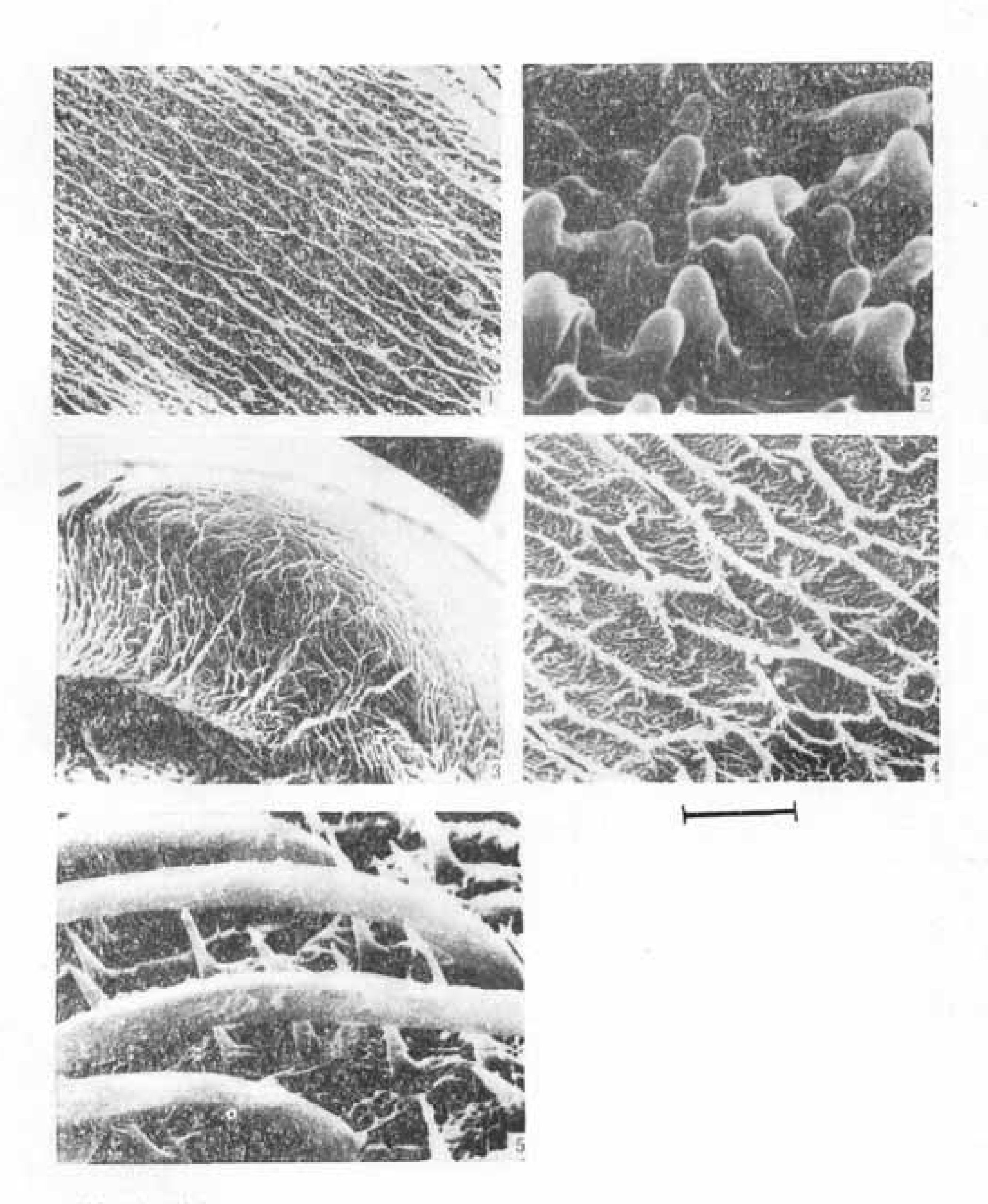
ULTRASTRUCTURE AND ACOUSTIC FUNCTION OF THE SOUNDING MEMBRANE IN BLACK CICADA *CRYPTOTYMPANA ATRATA* FABRICIUS

LIU LI-JUN　　JIANG JIN-CHANG

(*Institute of Biophysics, Academia Sinica, Beijing* 100080)

In the black cicada *Cryptotympana atrata* Fabricius, the sounding membrane is composed of upper coat, wax layer, horizontal-chitinous fibrous layer (H-CFL), vertical-horizontal and vertical fibrous layer (V-HFL and VFL), epidermal layer, lipid layer, wax layer and lower coat. Its structural properties are suitable for the function of sounding and obviously different from the general cuticular plate in other insects. The upper coat is a net-shaped structure of fibres about 0.2—0.4 μm in diameter and has protective function, but its edge is a composite structure consisting of arched fibre-bundles about 2.7 μm in diameter and microrugae with depth of about 4 μm, and has a reinforced and elasto-damping function. The lower coat is a net-shaped structure of fibres about 0.7—1.0 μm in diameter extended and interweaved by fibre-bundle skeletons about 8 μm in diameter, and has supporting and protective function. The H-CFL is generally composed of 28 lamellae, but the intercostal membrane is gradually thinned and at the concave end it has about 6 lamellae; it forms a rigid-soft structure suitable for damping vibration of the long ribs. The thickened section in long ribs is a chitinous body extended, concentrated and thickened by lamellae of the H-CFL, and its abdominal end forms a curved "joint"-shaped structure suitable for damping vibration. The short rib over each long rib is a thickened chitinous body extended and interweaved by the H-CFL, V-HFL and VFL of the intercostal membrane on both sides, and is a mass-piece with damping function.

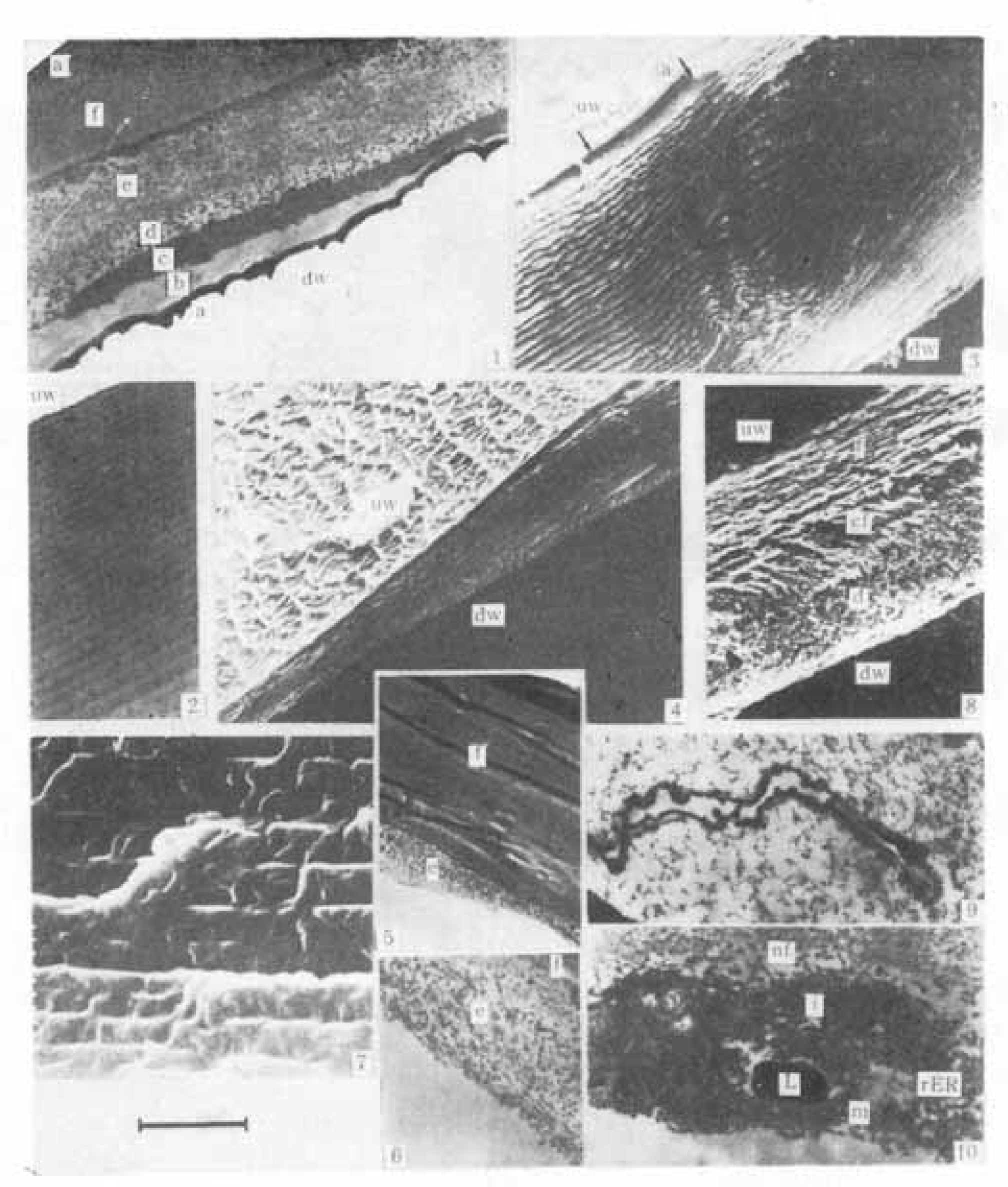
Key words *Cryptotympana atrata* Fibricius——sounding membrane——ultrastructure——acoustic function



SM 的表面结构

1.上表面纤维束菱形网状结构。×2600　2.上表面微蛸状突起。×25000　3.下表面纤维束骨架状结构。×240　4.下表面纤维束多边形网状结构。×2900　5.上表面边缘结构。×3000

标尺在图 1—5 中分别代表 7.69、0.8、83.33、6.9、6.67μm。



SM 膜和肋的超微结构

1.膜的横切面。×7000 2.横向几丁质纤维层。×15000 3.长肋断裂面。×5200 4.图 3 中膜断面的延长。×2600 5.长肋加厚段纵切面。×3000 6.图 5 的局部放大。×12000 7.横向几丁质纤维层冰冻断裂面。×21000 8.短肋断裂面。×3000 9.孔道结构。×15000 10.真皮层细胞。×44000

uw：上面 dw：下面 a：蜡层 b：类脂层 c：真皮层 d：纵向纤丝层 f：横向几丁质纤维层 cf：弧形纤丝层 L：脂肪滴 i：内含物 rER：粗面内质网 nf：新生纤丝 m：线粒体

标尺在图 1—10 中分别代表 2.86、1.33、3.85、7.69、6.67、1.67、0.95、6.67、0.13、0.46μm。